Mathematische Biologie
FSU Jena - WS 2009/2010
Übungsserie 09 - Lösungen

Stilianos Louca

11. Januar 2010

Aufgabe 09

(a) Aus

$$\dot{x}\big|_{y=0} = x \cdot (a - ex)$$

ist zu abzulesen:

- Die freie Wachstumsrate

$$r_m := \lim_{x \to 0^+} \frac{\dot{x}}{x}\bigg|_{y=0} = a$$

- Die Kapazität $K = a/e$ der Population, definiert durch

$$K := \sup \{x \geq 0 : \dot{x}(x, 0) \geq 0\}$$

Die beiden Hauptisoklinen ergeben sich durch

$$\{\dot{x} = 0\} = \{x = 0\} \cup \left\{ y = \frac{a - ex}{b} \right\}$$

$$\{\dot{y} = 0\} = \{y = 0\} \cup \left\{ x = \frac{d + fy}{c} \right\}$$

Als Schnittpunkte der Hauptisoklinen erhält man die Fixpunkte:

$$\mathbf{x}_1^0 = (0, 0) \qquad \mathbf{x}_2^0 = (a/e, 0) \qquad \mathbf{x}_3^0 = \left(\frac{bd + af}{bc + ef}, \frac{ac - de}{bc + ef} \right)$$

wobei letzterer (einziger innere Punkt) nur im Fall $ac > ed$ relevant ist. Graphik (0.1) zeigt den Verlauf des Vektorfeldes $(\dot{x}, \dot{y})$ und die Hauptisoklinen für die beiden typischen Fälle.

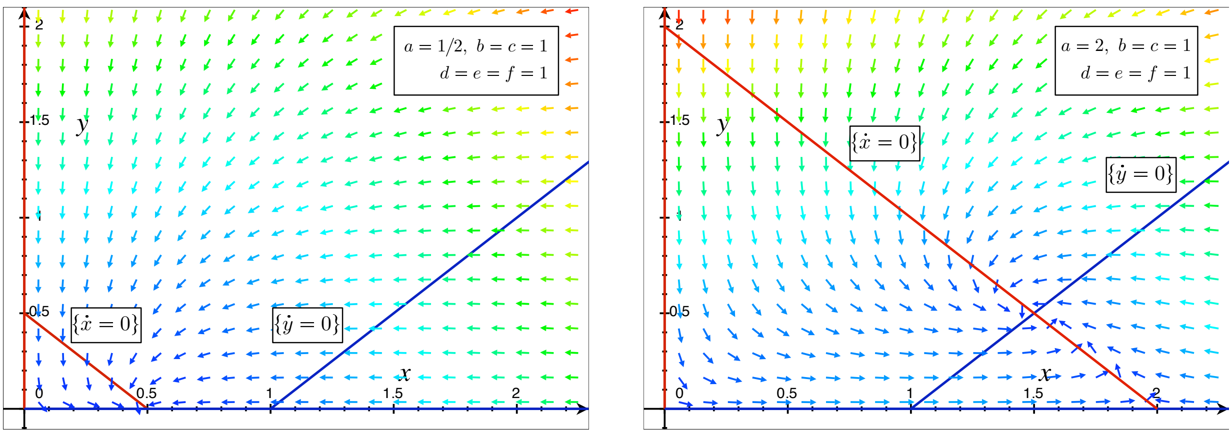

Abbildung 0.1: Das Vektorfeld $(\dot{x}, \dot{y})$ im allgemeinen Lotka-Volterra-Modell, dazu die Hauptisoklinen für typische Parameterwerte. Links: $ac < de$. Rechts: $ac > de$

Der Jacobian des Vektorfeldes

$$J(x,y) := \frac{\partial \dot{\mathbf{x}}}{\partial \mathbf{x}} = \begin{pmatrix} a-2ex-by & -bx \\ cy & cx-2fy-d \end{pmatrix}$$

nimmt an den Fixpunkten jeweils die Gestalten

$$J(\mathbf{x}_1^0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix} \quad J(\mathbf{x}_2^0) = \begin{pmatrix} -a & -ba/e \\ 0 & ac/e-d \end{pmatrix} \quad J(\mathbf{x}_3^0) = \frac{1}{bc+ef}\cdot\begin{pmatrix} -e\,(bd+af) & -b\,(bd+af) \\ c(ac-de) & f(de-ac) \end{pmatrix}$$

an bzw. besitzt jeweils die Eigenwerte:

$$\mathbf{x}_1^0 \;:\; \lambda_1 = +a,\; \lambda_2 = -d$$

$$\mathbf{x}_2^0 \;:\; \lambda_1 = -a,\; \lambda_2 = \frac{ac}{e} - d$$

$$\mathbf{x}_3^0 \;:\; \lambda_{1/2} = -\frac{a_1}{2} \pm \sqrt{\frac{a_1^2}{4} - a_2} \quad , \quad a_1 := \frac{e(bd+af)+f(ac-de)}{(bc+ef)} \;,\; a_2 := \frac{(bd+af)(ac-de)}{(bc+ef)}$$

Daher ist:

- $\mathbf{x}_1^0$ stets ein Sattelpunkt mit Hauptachsen $\mathbf{e}_x$ und $\mathbf{e}_y$.
- $\mathbf{x}_2^0$ stabil falls $ac < de$, Sattelpunkt falls $ac > de$.
- $\mathbf{x}_3^0$ (falls existent, sprich $ac > ed$) stets stabil.

(b) Mit

$$a = ex_3^0 + by_3^0 \quad , \quad d = cx_3^0 - fy_3^0$$

folgt

$$\frac{dH}{dt}(\mathbf{x}(t)) = \mathcal{L}_{(\dot{x},\dot{y})}H = \frac{\partial H}{\partial x}\dot{x} + \frac{\partial H}{\partial y}\dot{y} = c\cdot(x-x_3^0)(a-ex-by) + b\cdot(y-y_3^0)(cx-d-fy)$$

$$= -ce(x-x_3^0)^2 - bf(y-y_3^0)^2 \le -\underbrace{\min\{ce,bf\}}_{\text{const}}\cdot\left\|\mathbf{x}-\mathbf{x}_3^0\right\|^2$$

Wegen

- $\dfrac{dH}{dt}(\mathbf{x}(t)) \le 0$ für $\mathbf{x}$ im positiven Quadranten $\mathbb{R}_+^2$, sprich $H(\mathbf{x}(t))$ ist nach oben beschränkt
- $H(\mathbf{x}) \overset{x\to 0^+}{\longrightarrow} \infty$ bzw. $H(\mathbf{x}) \overset{y\to 0^+}{\longrightarrow} \infty$

muss für $t \ge 0$ stets $\mathbf{x}(t) \in \mathbb{R}_+^2$ bleiben falls $\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}_+^2$, sprich $\mathbb{R}_+^2$ ist positiv invariant. Außerdem nimmt offensichtlich H in $\mathbf{x}_3^0$ ein echtes, globales Minimum an. Da H in $\mathbb{R}_+^2$ zusätzlich radial beschränkt (vgl. unten) und stetig differenzierbar ist, folgt nach Ljapunov $\mathbf{x}(t) \overset{t\to\infty}{\longrightarrow} \mathbf{x}_3^0$ für jede Bahn $\mathbf{x}(t)$, sprich $\mathbf{x}_3^0$ ist global stabiler Fixpunkt.

(c) H besitzt als globales (und einziges lokales) Minimum im positiven Quadranten $\mathbb{R}_+^2$ den inneren Fixpunkt $\mathbf{x}_3^0$ und geht für $\mathbf{x} \to \partial\mathbb{R}_+^2$ oder $\|\mathbf{x}\| \to \infty$ gegen ∞. Der typische Verlauf ist Grafiken (0.2) und (0.3) zu entnehmen.

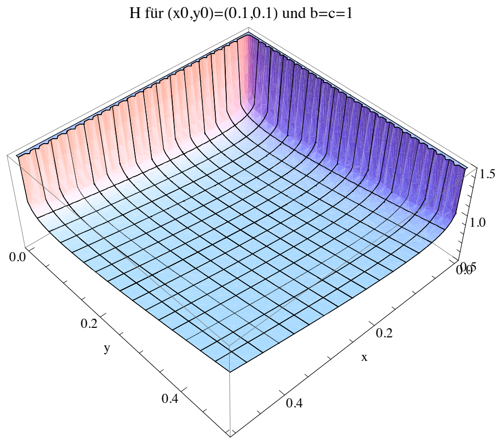

Abbildung 0.2: Typischer Verlauf von H für $\mathbf{x}_3^0 = (0.1, 0.1)$ und $b = c = 1$.

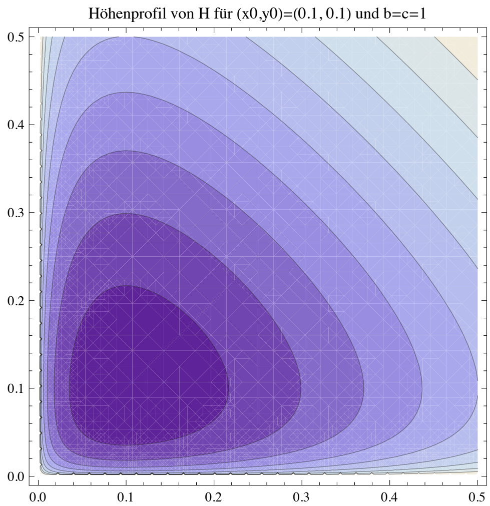

Abbildung 0.3: Typisches Höhenprofil von H für $\mathbf{x}_3^0 = (0.1, 0.1)$ und $b = c = 1$.

(d) Im Falle $e = f = 0$ ergibt sich

$$(\mathcal{L}_{\dot{\mathbf{x}}} H)\big|_{\mathbf{x}} = 0 \quad \forall\, \mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^2$$

sprich H ist Erhaltungsgröße entlang jeder Trajektorie $\mathbf{x}(t)$. Anders formuliert, verlaufen die Bahnen $\mathbf{x}(t)$ stets entlang der Höhenlinien von H (siehe Abb. (0.3)) und bilden insbesondere geschlossene Kurven.

Satz zu Ljapunov-Funktionen

Sei $\mathbf{F}$ ein stetiges Vektorfeld auf dem positiv invarianten Gebiet $\Omega \subseteq \mathbb{R}^n$ mit $\mathbf{x}^0 \in \Omega$. Sei $H : \Omega \to \mathbb{R}$ stetig differenzierbar und global, streng Ljapunov bzgl. $\mathbf{F}$, sprich

$$\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H\big|_{\mathbf{x}^0} = 0$$

und

$$H(\mathbf{x}) > H(\mathbf{x}^0) \quad , \quad \mathcal{L}_{\mathbf{F}} H\big|_{\mathbf{x}} < 0 \quad \forall\, \mathbf{x} \neq \mathbf{x}^0$$

Ferner sei H radial unbeschränkt, sprich

$$H(\mathbf{x}) \overset{\|\mathbf{x}\| \to \infty}{\longrightarrow} \infty$$

Dann ist $\mathbf{x}^0$ einziger Fixpunkt in Ω und global stabil.

Beweis

Behauptung: $\mathbf{x}^0$ ist (einziger) Fixpunkt von $\mathbf{F}$.

> **Beweis:** Sei $\mathbf{x}(t)$ Kurve erzeugt durch $\mathbf{F}$ in Ω, mit $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}^0$. Für $\widetilde{H}(t) := H(\mathbf{x}(t))$ gilt
>
> $$\dot{\widetilde{H}}(t) = (\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H)(\mathbf{x}(t)) \leq 0$$
>
> so dass stets
>
> $$\underbrace{\widetilde{H}(t)}_{H(\mathbf{x}(t))} \leq \underbrace{\widetilde{H}(0)}_{H(\mathbf{x}^0)} \quad \forall\, t \geq 0$$
>
> und daher nach Voraussetzung $\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}^0 \quad \forall\, t \geq 0$. Gäbe es einen weiteren Fixpunkt $\mathbf{y}^0 \in \Omega$, so müsse dort gelten
>
> $$0 > (\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H)(\mathbf{y}^0) = (\nabla H)\mathbf{F}\big|_{\mathbf{y}^0}$$
>
> sprich $\mathbf{F}(\mathbf{y}^0) \neq 0$, ein Widerspruch.

Behauptung: Sei $\mathbf{x}(t)$ beliebige Kurve erzeugt durch $\mathbf{F}$ in Ω. Dann ist $\mathbf{x}(t)$ komplett in einer kompakten Menge $K \subseteq \Omega$ enthalten und es geht $H(\mathbf{x}(t)) \overset{t\to\infty}{\longrightarrow} H(\mathbf{x}^0)$.

> **Beweis:** Setze $\widetilde{H}(t) := H(\mathbf{x}(t))$, dann ist $\dot{\widetilde{H}}(t) \leq 0$ und $\widetilde{H}$ nach unten beschränkt, das heißt der Grenzwert
>
> $$H_\infty := \lim_{t\to\infty} \widetilde{H}(t) \ \in \mathbb{R} \tag{0.1}$$
>
> existiert. Da H radial-unbeschränkt ist, muss insbesondere die Kurve $\mathbf{x}(t)$ beschränkt sein, sprich es existiert eine kompakte Menge $K \subseteq \Omega$ mit
>
> $$\mathbf{x}(t) \in K \quad \forall\, t \geq 0$$
>
> Da $\mathbf{F}$ stetig und K kompakt sind, ist $\mathbf{F}$ auf K beschränkt. Wegen $\dot{\mathbf{x}}(t) = \mathbf{F}(\mathbf{x}(t))$ ist dann auch $\dot{\mathbf{x}}$ beschränkt bzw. $\mathbf{x} : [0,\infty) \to \Omega$ gleichmäßig stetig. Da die Richtungsableitung $\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H : \Omega \to \mathbb{R}$ stetig ist, ist sie auf K sogar gleichmäßig stetig. Daher ist auch
>
> $$\dot{\widetilde{H}} = (\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H) \circ \mathbf{x} : [0,\infty) \to \mathbb{R}$$
>
> gleichmäßig stetig. Nach Barbarat's Lemma folgt aus $\widetilde{H}(t) \overset{t\to\infty}{\longrightarrow} H_\infty \in \mathbb{R}$ dann auch
>
> $$\dot{\widetilde{H}}(t) \overset{t\to\infty}{\longrightarrow} 0 \tag{0.2}$$
>
> Wählen jetzt $0 \leq t_1 < t_2 < \cdots \to \infty$, dann besitzt die Folge $(\mathbf{x}(t_k))_{k=1}^\infty \subseteq K$ eine in K konvergente Teilfolge
>
> $$(\mathbf{x}(t_{k_i}))_{i=1}^\infty\,, \ \mathbf{x}_{k_i} \overset{i\to\infty}{\longrightarrow} \mathbf{z} \in K \tag{0.3}$$
>
> Da $\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H : \Omega \to \mathbb{R}$ stetig ist, folgt
>
> $$\underbrace{\lim_{t\to\infty} \widetilde{H}(t_{k_i})}_{\substack{H_\infty \\ \text{nach } (0.1)}} = \lim_{i\to\infty} H(\mathbf{x}(t_{k_i}) = H\left(\lim_{i\to\infty} \mathbf{x}(t_{k_i})\right) \overset{(0.3)}{=} H(\mathbf{z})$$
>
> $$\underbrace{\lim_{i\to\infty} \dot{\widetilde{H}}(t_{k_i})}_{\substack{0 \\ \text{nach } (0.2)}} = \lim_{i\to\infty} (\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H)(\mathbf{x}(t_{k_i})) = (\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H)\left(\lim_{i\to\infty} \mathbf{x}(t_{k_i})\right) \overset{(0.3)}{=} (\mathcal{L}_{\mathbf{F}} H)(\mathbf{z})$$
>
> das heißt nach Voraussetzung $\mathbf{z} = \mathbf{x}^0$ und $H_\infty = H(\mathbf{x}^0)$.

Behauptung: Ist $K \subseteq \Omega$ kompakt und $(\mathbf{x}_k)_{k=1}^{\infty} \subseteq K$ beliebige Folge mit $H(\mathbf{x}_k) \overset{k\to\infty}{\longrightarrow} H(\mathbf{x}^0)$, so gehen auch

$$\mathbf{x}_k \overset{k\to\infty}{\longrightarrow} \mathbf{x}^0$$

Beweis durch Widerspruch: Angenommen $H(\mathbf{x}_k) \overset{k\to\infty}{\longrightarrow} H(\mathbf{x}^0)$ und $\mathbf{x}_k \overset{k\to\infty}{\not\longrightarrow} \mathbf{x}^0$. Dann können wir o.B.d.A. annehmen[1] dass ein $\delta > 0$ existiert mit

$$\left\|\mathbf{x}_k - \mathbf{x}^0\right\| > \delta \quad \forall\ k \in \mathbb{N}$$

Doch $(\mathbf{x}_k) \subseteq K$ besitzt eine in K konvergente Teilfolge $(\mathbf{x}_{k_i})_{i=1}^{\infty}$ mit $\mathbf{x}_{k_i} \overset{i\to\infty}{\longrightarrow} \mathbf{z} \in K$, also

$$H(\mathbf{z}) = H\left(\lim_{i\to\infty} \mathbf{x}_{k_i}\right) = \lim_{i\to\infty} H(\mathbf{x}_{k_i}) = H(\mathbf{x}^0)$$

sprich nach Satzvoraussetzungen $\mathbf{z} = \mathbf{x}^0$, ein Widerspruch zu $\mathbf{x}_k \notin B_\delta(\mathbf{x}^0)$.

Behauptung: Sei $\mathbf{x}(t),\ t \geq 0$ Kurve erzeugt durch $\mathbf{F}$. Dann geht $\mathbf{x}(t) \overset{t\to\infty}{\longrightarrow} \mathbf{x}^0$.

Beweis: Nach obigen Überlegungen ist die gesamte Kurve $\mathbf{x}(t)$ in einer kompakten Menge $K \subseteq \Omega$ enthalten und es geht $H(\mathbf{x}(t)) \overset{t\to\infty}{\longrightarrow} H(\mathbf{x}^0)$. Daher folgt nach voriger Behauptung

$$\mathbf{x}(t) \overset{t\to\infty}{\longrightarrow} \mathbf{x}^0$$

□

[1] Zu Folge $(\mathbf{y}_k) \subseteq K$ mit $H(\mathbf{y}_k) \overset{k\to\infty}{\longrightarrow} H(\mathbf{x}^0)$ und $\mathbf{y}_k \overset{k\to\infty}{\not\longrightarrow} \mathbf{x}^0$, existiert ein $\delta > 0$ und Teilfolge $(\mathbf{y}_{k_i})_i$ so dass $\mathbf{y}_{k_i} \notin B_\delta(\mathbf{x}^0)$. Setze nun $\mathbf{x}_i := \mathbf{y}_{k_i},\ i \in \mathbb{N}$.